

Nuevo registro de *Puma concolor* Linnaeus, 1771 (Carnivora, Felidae) para el Pleistoceno Tardío de Uruguay y su importancia paleoecológica

*Aldo Manzuetti¹, Washington Jones², Martín Ubilla¹, Daniel Perea¹

¹ Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225, C.P. 11400, Montevideo, Uruguay. aldomanzuetti@adinet.com.uy; ubilla@fcien.edu.uy; perea@fcien.edu.uy

² Departamento de Paleontología, Museo Nacional de Historia Natural, 25 de Mayo 582, C.P. 11000, Montevideo, Uruguay. wawijo@yahoo.com.ar

* Autor de correspondencia: aldomanzuetti@adinet.com.uy

RESUMEN. Los Felidae ingresaron al continente sudamericano provenientes de Norteamérica durante el Piso/Edad Ensenadense (Pleistoceno Temprano a Medio). En el Uruguay su registro fósil es escaso pero informativo, aunque mayormente corresponde a félidos de gran talla (*Smilodon*, *Panthera onca*). En este trabajo se describen restos fósiles de un cráneo y una mandíbula asignados, sobre la base de comparaciones anatómicas y análisis estadístico, a *Puma concolor*. Los mismos provienen de sedimentos del Pleistoceno Tardío (Formación Sopas) del norte de Uruguay. De acuerdo con estos restos se discuten aspectos relacionados con su paleobiología y paleoecología, entre otros. Este ejemplar poseía una masa corporal de unos 45 kg, con la capacidad potencial de cazar animales mayores de 200 kg, lo que coincide con reportes previos para otros restos fósiles de puma. Hacia el Pleistoceno Tardío, en el actual territorio de Uruguay, *Puma concolor* habría compartido nicho con otros grandes carnívoros como los félidos “dientes de sable” (*Smilodon populator*, *S. fatalis*), el jaguar *Panthera onca*, el cánido *Protocyon troglodytes* y los osos de rostro corto del género *Arctotherium*, alimentándose de animales de mediana talla en diversos ambientes.

Palabras clave: *Puma concolor*, Pleistoceno Tardío, Paleoecología, Uruguay.

ABSTRACT. New record of *Puma concolor* Linnaeus, 1771 (Carnivora, Felidae) for the Late Pleistocene of Uruguay and its paleoecological significance. Felidae entered South America from North America during the Ensenadan Stage/Age (Early to Middle Pleistocene). For Uruguay their fossil record is scarce but informative, although mostly correspond to large felids (*Smilodon*, *Panthera onca*). In this work describes fossil remain of a skull and a mandible assigned, based on morphology and statistical analysis, to *Puma concolor*. These materials were unearthed from Late Pleistocene sediments (Sopas Formation) from northern Uruguay. Based on these remains some paleobiological and paleoecological aspects are discussed. This specimen had a body mass of about 45 kg, with the potential capacity to hunt animals over 200 kg, which is in agreement with previous reports for other fossil puma remains. During Late Pleistocene, in the current territory of Uruguay, *Puma concolor* would have shared ecological niche with other large carnivore such as sabre-tooth cats (*Smilodon populator*, *S. fatalis*), the jaguar *Panthera onca*, the canid *Protocyon troglodytes*, and short-faced bears *Arctotherium*, feeding upon medium-sized animals in diverse environment.

Keywords: *Puma concolor*, Late Pleistocene, Paleoeology, Uruguay.

1. Introducción

Los Felidae son considerados predadores terrestres altamente especializados que ocupan el tope de la cadena alimenticia en los ecosistemas que habitan, con dietas netamente hipercarnívoras (Turner y Antón, 1997; Logan y Sweanor, 2001; MacDonald y Loveridge, 2010; Payán y Soto, 2012; Bellani, 2020). Según datos moleculares y del registro fósil, estos carnívoros se originaron hacia fines del Eoceno o principios del Oligoceno, hace unos 35-28 Ma, en Europa (Johnson *et al.*, 2006; Werdelin *et al.*, 2010; Prevosti y Forasiepi, 2018). Ya para el Mioceno Tardío comienzan a separarse los linajes de félidos actuales, los cuales se dispersaron por corredores biogeográficos naturales hacia otros continentes (con excepción de la Antártica y Oceanía) desde entonces y hasta el Pleistoceno (Johnson *et al.*, 2006; Werdelin *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2016, 2019; Prevosti y Forasiepi, 2018).

Estos ingresaron al continente sudamericano provenientes de Norteamérica durante el Piso/Edad Ensenadense (Pleistoceno Temprano-Medio), junto con la gran mayoría de los placentarios carnívoros y otros grupos, durante el auge del Gran Intercambio Biótico Americano (G.I.B.A.) (Soibelzon y Prevosti, 2007, 2013; Woodburne, 2010; Prevosti y Forasiepi, 2018).

En la actualidad se asume la existencia de varios linajes de félidos que han estado presentes en Sudamérica, y que representan básicamente a dos grandes grupos: los extintos Machairodontinae, caracterizados por la hipertrofia de sus caninos superiores, aplanados transversalmente (linaje Homotheriini y linaje Smilodontini) y los vivientes Felinae, con caninos cónicos de sección redondeada (linaje *Panthera*, linaje *Puma* y linaje *Leopardus*) (Turner y Antón, 1997; Werdelin *et al.*, 2010; Prevosti y Forasiepi, 2018; ver también Logan y Sweanor, 2001; Johnson *et al.*, 2006).

Puma concolor Linnaeus, 1771 es el mamífero terrestre de América que tiene actualmente la distribución geográfica más extensa, desde Alaska hasta la Patagonia austral (Currier, 1983; Chimento y Dondas, 2017; Eltink *et al.*, 2020; Chahud, 2021). Si bien se han reconocido varias subespecies (*e.g.*, Currier, 1983; Culver *et al.*, 2000), en la actualidad solo dos se mantienen vigentes: *P. c. cougar* (Kerr, 1792) en América del Norte, Central, y posiblemente el norte de Sudamérica, al oeste de los Andes, y

P. c. concolor (Linnaeus, 1771) que habita en el resto de Sudamérica (Caragiulo *et al.*, 2014; Kitchener *et al.*, 2017).

El puma muestra un marcado dimorfismo sexual por tamaño, con las hembras un 15-40% más pequeñas que los machos (Logan y Sweanor, 2001; Botero-Cruz *et al.*, 2018). Su masa corporal oscila entre 34-48 kg para hembras adultas y de 53-72 kg para machos adultos, aunque algunos de estos últimos pueden alcanzar 120-125 kg, lo que los posiciona como el segundo mayor félido del continente, solo por detrás de *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) (rango de masa corporal 31-158 kg) (Banfield, 1974; Currier, 1983; Seymour, 1989; Logan y Sweanor, 2001; Prevosti y Forasiepi, 2018; Botero-Cruz *et al.*, 2018).

Cabe destacar que la mayor parte del conocimiento sobre los Felidae fósiles corresponde a los taxones de mayor talla (como por ejemplo *Smilodon* Lund, 1842 o *Panthera onca*), en tanto *Puma concolor* es menos registrado (Shockey *et al.*, 2009; Werdelin *et al.*, 2010; Ercoli *et al.*, 2019; Salles *et al.*, 2020).

En este trabajo se describen restos fósiles que corresponden a material craneal y mandibular asignado a *Puma concolor*, los cuales provienen de sedimentos de la Formación Sopas (Piso/Edad Lujanense) del norte de Uruguay (Fig. 1). Sobre la base de estos restos, se discuten aspectos relacionados con su paleobiología y paleoecología.

2. Materiales y métodos

Para el análisis comparativo se consultó material de *Leopardus pardalis* (Linnaeus, 1758) y *Puma concolor* pertenecientes a la colección mastozoológica del Museo Nacional de Historia Natural y a la Colección Paleontológica de la Facultad de Ciencias de la Universidad de la República, ambas situadas en la ciudad de Montevideo. Asimismo, se revisó material bibliográfico de los referidos félidos, incluyendo también datos de *Panthera onca* y un félido extinto como "*Felis*" *pumoides* (Castellanos, 1958) según Méndez-Alzola (1941), Currier (1983), Seymour (1989, 1999), Murray y Gardner (1997), Morales-Mejía *et al.* (2010), Chimento *et al.* (2014), Chimento y Dondas (2017), Chahud (2021) entre otros. La nomenclatura de los accidentes dentarios sigue a Berta (1987).

Las estimaciones de masa corporal para el carnívoro fueron realizadas según diversas ecuaciones alométricas desarrolladas para félidos

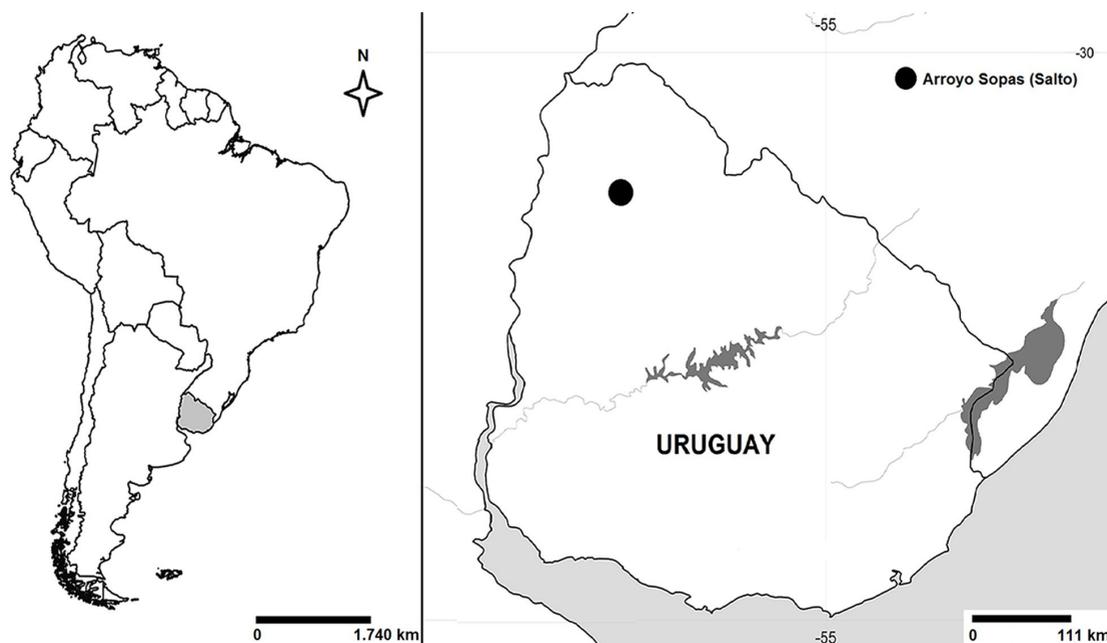


FIG. 1. Mapa que muestra la ubicación aproximada donde fue realizado el hallazgo.

actuales (Van Valkenburgh, 1990; Thackeray y Kieser, 1992), de acuerdo con el diámetro anteroposterior del m1, tal como se detalla en la bibliografía correspondiente (Apéndice 1). Para reducir el sesgo entre la media geométrica y la media aritmética, un factor de corrección (el “ratio estimator”, RE, que es la relación entre el promedio observado de la masa corporal de la muestra y el promedio estimado de la masa corporal de la ecuación alométrica) fue usado para corregir esta subestimación (Smith, 1993). Estimaciones de masa corporal de la presa típica y máxima para *Puma concolor* fueron calculadas con ecuaciones para félidos vivientes según Prevosti y Vizcaíno (2006), Hemmer (2007) y Prevosti y Martín (2013) (Apéndice 1). Para inferir el tamaño de la presa, fue tenido en cuenta el promedio de la estimación de la masa corporal del carnívoro. Según disponibilidad de datos, el porcentaje de error de predicción (%PE) y el coeficiente de correlación fueron usados como indicadores comparativos para precisar la predicción de las variables de estudio.

Un análisis estadístico multivariado de componentes principales (ACP) fue realizado según medidas lineales tanto del cráneo (6 en total, correspondiente a la serie dentaria superior) como de la mandíbula (9 en total, longitud de la mandíbula y serie dentaria inferior) sobre la base de una matriz de varianza-covarianza,

mediante el uso del programa estadístico PAST Versión 2.09 (Hammer *et al.*, 2001). Los datos de los ejemplares tenidos en cuenta en este estudio (*Puma concolor*, *Panthera onca*, *Leopardus pardalis* y “*Felis*” *pumoides*) provienen de la bibliografía (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Seymour, 1999; Chimento *et al.*, 2014) (Apéndice 2).

Todas las medidas, las cuales están expresadas en milímetros, fueron tomadas con calibre digital con una precisión de 0,01 mm según von den Driesch (1976). La medida seguida de la letra “e” indica que, debido a las condiciones de preservación del material, dicha medición es estimada.

Abreviaturas institucionales: MGT (Museo de Geociencias de Tacuarembó), Tacuarembó, Uruguay; FC-DPV (Facultad de Ciencias-Colección Paleontológica (Vertebrados fósiles)), Montevideo, Uruguay; MNHN (Museo Nacional de Historia Natural), Montevideo, Uruguay.

3. Marco geológico

La Formación Sopas, que aflora en el norte de Uruguay, se caracteriza por presentar estratos de conglomerados, areniscas conglomerádicas, limolitas y limolitas arenosas, de coloración marrón, con concreciones de carbonato de calcio, con potencias

que oscilan entre los 5 a 8 m (Martínez y Ubilla, 2004; Ubilla *et al.*, 2016). La mastofauna registrada ha sido correlacionada con el Piso/Edad Lujanense (Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano) (Ubilla *et al.*, 2011). Diversas dataciones radiométricas disponibles (radiocarbónicas, TL y OSL) indican que esta unidad se vincula mayormente con el estadio isotópico marino MIS-3 (60-25 ka), con algunos afloramientos en el entorno de los 14 ka (Ubilla *et al.*, 2016). Según el contenido paleontológico de la Formación Sopas, se pueden asumir variedad de ambientes (lacustres/fluviales, áreas abiertas, de semiforestadas a vegetación densa) (Ubilla y Martínez, 2016).

4. Paleontología sistemática

Orden Carnivora Bowdich, 1821

Familia Felidae Fischer von Waldheim, 1817

Subfamilia Felinae Fischer von Waldheim, 1817

Género *Puma* Jardine, 1834

Puma concolor (Linnaeus, 1771)

Material referido. MGT 1150, cráneo y mandíbula (Fig. 2, Tabla 1, Apéndice 3).

Procedencia geográfica y estratigráfica. Arroyo Sopas, departamento de Salto. Formación Sopas. Pleistoceno Tardío.

Descripción comparativa. El cráneo, fuertemente impregnado de carbonato de calcio, está muy deformado sobre su margen izquierda; el arco cigomático de ese lado no se preserva, mientras que el derecho está fracturado. En vista dorsal y lateral se observa una cresta sagital bien desarrollada. La mandíbula es robusta y corta, con un cóndilo netamente transverso y un proceso coronoides elevado el cual, en vista lateral, no se proyecta por detrás del cóndilo.

La serie dentaria craneal derecha está mejor preservada que la izquierda, aunque el P2 y el M1 no se conservan en ninguna de estas. Dada esta aclaración, la siguiente descripción se basa en la serie dentaria derecha. El canino superior se presenta cónico y muy robusto (con un desarrollo mayor al de los caninos inferiores) y hacia su extremo apical está levemente fracturado. Las crestas en este diente que sirven para diferenciar a *Puma concolor* de *Panthera onca* (Méndez-Alzola, 1941; Morales-Mejía *et al.*, 2010) son difíciles de identificar en MGT 1150. Debido a su preservación, no hay

TABLA 1. MEDIDAS, EN mm, DEL MATERIAL FÓSIL.

Cráneo	MGT 1150
LT	216,83e
LSD I-P4	83,73
CAP	13,68
CML	10,12
P3AP	15,24
P3ML	10,18
P4AP	22,69
P4ML	10,44
Mandíbula	
LT	125,79
LSD i-m1	80,84
Di	8,40
cAP	11,72
cML	7,76
p3AP	10,16
p3ML	5,56
p4AP	15,51
p4ML	7,11
m1AP	17,66
m1ML	7,92

Abreviaturas: LT: longitud total; LSD I-P4: longitud serie dentaria incisivos-cuarto premolar superior; CAP: diámetro anteroposterior del canino superior; CML: diámetro transverso del canino superior; P3AP: diámetro anteroposterior del tercer premolar superior; P3ML: diámetro transverso del tercer premolar superior; P4AP: diámetro anteroposterior del cuarto premolar superior; P4ML: diámetro transverso del cuarto premolar superior; LSD i-m1: longitud de la serie dentaria incisivos-primer molar inferior; Di: diastema inferior; cAP: diámetro anteroposterior del canino inferior; cML: diámetro transverso del canino inferior; p3AP: diámetro anteroposterior del tercer premolar inferior; p3ML: diámetro transverso del tercer premolar inferior; p4AP: diámetro anteroposterior del cuarto premolar inferior; p4ML: diámetro transverso del cuarto premolar inferior; m1AP: diámetro anteroposterior del primer molar inferior; m1ML: diámetro transverso del primer molar inferior.

rastros del P2, el P3 presenta su cúspide principal algo desgastada y el paracono del P4 se desarrolla como en *Puma concolor* (redondeado y algo bajo) (Chimento y Dondas, 2017). La cúspide interna del P4, el protocono, es algo baja y no tan desarrollada como en *Panthera onca*. Esta se ubica bien hacia la parte anterior de este diente, casi al mismo nivel que el parastilo, como sucede en *P. concolor* (Chimento y Dondas, 2017).

Los caninos inferiores, también cónicos, son levemente más curvos que los superiores, y de sección ligeramente ovalada como en *P. concolor* (a diferencia de *P. onca* donde son de sección más circulares) (Morales-Mejía *et al.*, 2010). Los premolares, si bien no están bien preservados, presentan una configuración netamente carnícora como en los grandes félidos sudamericanos actuales

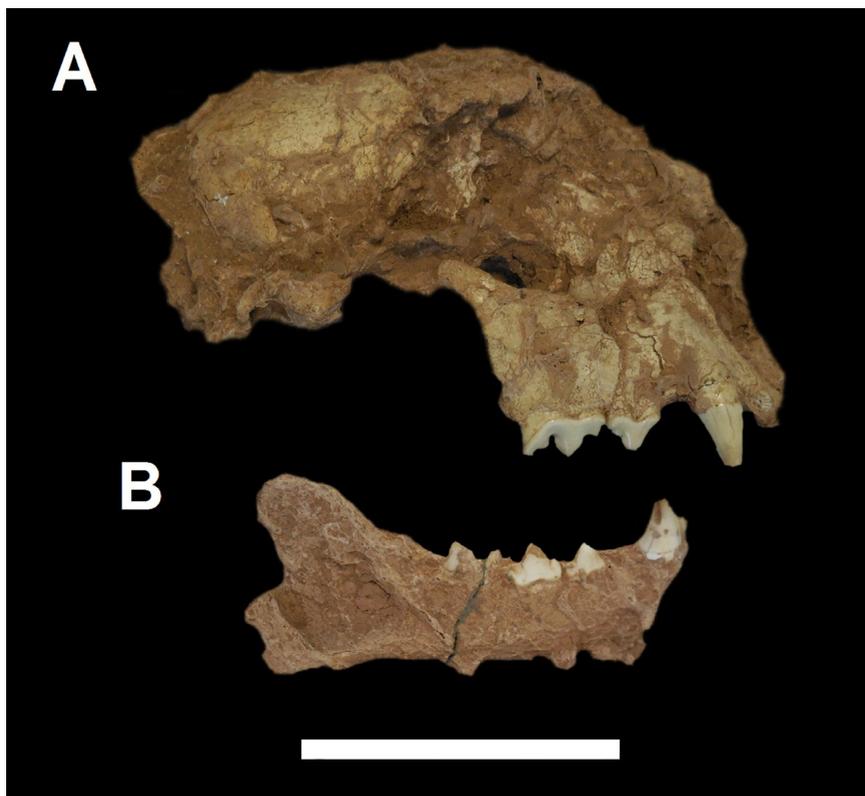


FIG. 2. MGT 1150, cráneo y mandíbula. **A.** Cráneo en vista lateral derecha; **B.** Mandíbula en vista lateral derecha. Escala 10 cm.

(Méndez-Alzola, 1941; Chimento y Dondas, 2017). En el ml se distinguen tanto paracónido como protocónido, separados por una escotadura en su parte media, la cual equidista de ambos márgenes del diente de manera similar a lo observado en *P. onca* o *P. concolor* (Méndez-Alzola, 1941). La cúspide posterior es más alta que la anterior. En la base del protocónido se observa la presencia de un pequeño talónido.

Comentarios. Según su morfometría, este material presenta dimensiones mucho mayores que los valores observados de *Leopardus pardalis* (Murray y Gardner, 1997) y se ubica en el rango de tamaños esperable para los grandes félidos sudamericanos (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Currier, 1983; Seymour, 1989), particularmente para aquellos de *Puma concolor* (Chimento y Dondas, 2017; Chahud, 2021). De acuerdo con el leve desgaste oclusal de la dentición se infiere que era un animal adulto joven.

Masa corporal. Las estimaciones de masa corporal, según ecuaciones alométricas desarrolladas para félidos actuales, dan un resultado promedio de

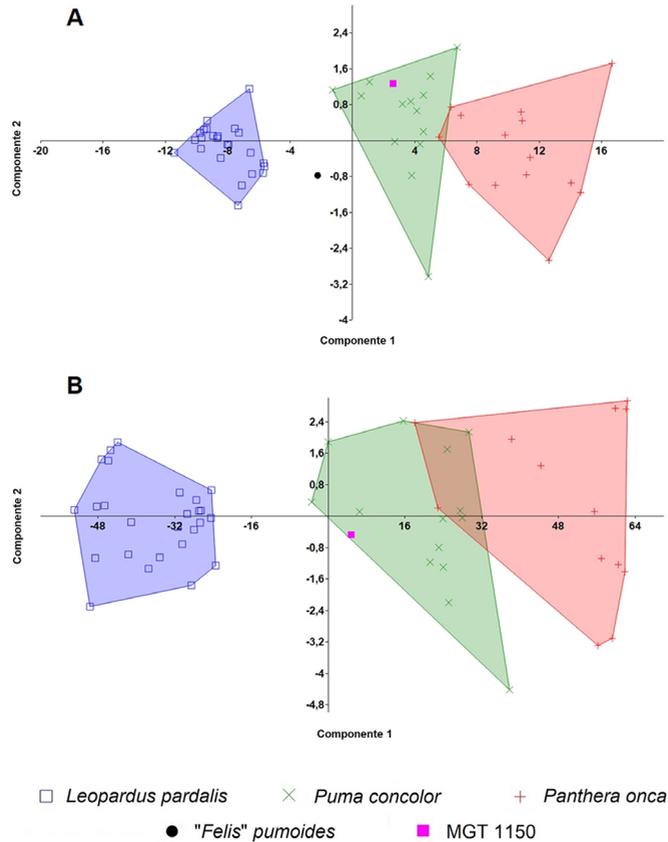
45,3 kg (rango de masa de 43,6-47 kg), lo que es coherente con la masa conocida para *P. concolor*, en particular para ejemplares hembra de la especie (Currier, 1983; Botero-Cruz *et al.*, 2018). Por otro lado, la masa corporal de la presa potencial está entre 21-42 kg, mientras el tamaño extremo estimado de la presa máxima supera los 200 kg (Tabla 2).

Análisis estadístico multivariado de componentes principales. Para el cráneo, el primer componente del análisis explica casi el 97% de la varianza de la muestra. Al graficar los valores de los dos primeros componentes el material MGT 1150 queda claramente dentro de la distribución de *Puma concolor* (Fig. 3A). Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es el diámetro anteroposterior del cuarto premolar superior, aunque cabe puntualizar que el aporte de las demás componentes es muy significativo, destacándose entre estos el diámetro anteroposterior del canino superior (Apéndice 4).

El primer componente del ACP para la mandíbula explica más del 99% de la varianza de la muestra. Es de

TABLA 2. ESTIMACIONES DE MASA CORPORAL (EN kg) DE LA PRESA TÍPICA (PT) Y LA PRESA MÁXIMA (PM) PARA EL MATERIAL MGT 1150.

MGT 1150	Según ecuaciones de Prevosti y Vizcaíno (2006)		Según ecuaciones de Prevosti y Martín (2013)		Según ecuaciones de Hemmer (2007)
	PT	PM	PT	PM	PT
MGT 1150	21,9	162,7	42,7	221,9	29,2

FIG. 3. Biplot de los primeros dos componentes del ACP para el material MGT 1150. **A.** Serie dentaria superior; **B.** Mandíbula y serie dentaria inferior. Los datos de los materiales comparativos provienen de la bibliografía (ver Materiales y métodos).

destacar que al graficar los valores de los primeros dos componentes el material MGT 1150, al igual que lo sucedido con el ACP de medidas craneales, queda dentro del morfoespacio de la muestra de *Puma concolor* (Fig. 3B). Los coeficientes de carga del primer componente indican que la variable que más influye, casi en exclusividad, es la longitud de la mandíbula, con escaso a nulo aporte de las restantes componentes (Apéndice 4).

5. Discusión

5.1. Registro fósil y paleobiogeografía

El linaje *Puma* está integrado por los félidos sudamericanos actuales *Puma concolor* y *Herpailurus yagouaroundi* Geoffroy Saint-Hilaire, 1803 junto con la especie africana *Acinonyx jubatus* (Schreber, 1775), conformando así un grupo monofilético, el cual,

según datos moleculares, se diferenció de los restantes grupos de felinos hace unos 6,7 Ma (Johnson *et al.*, 2006; Werdelin *et al.*, 2010; Saremi *et al.*, 2019; ver también Kitchener *et al.*, 2017; Chimento y Dondas, 2017; Prevosti y Forasiepi, 2018).

Los registros fósiles de *Puma concolor* se extienden desde el Pleistoceno Temprano-Medio en Argentina hasta el Pleistoceno Tardío y Holoceno en Argentina, Brasil, Perú, Ecuador, Uruguay y con dudas en Chile (Ubilla, 1985, 2004; Labarca, 2015; Chimento y Dondas, 2017; Prevosti y Forasiepi, 2018; Eltink *et al.*, 2020; Salles *et al.*, 2020). Por otro lado, *H. yagouaroundi* está registrado para el Pleistoceno Tardío de Brasil y con dudas para Argentina y Bolivia (Prevosti y Forasiepi, 2018; Ercoli *et al.*, 2019). Finalmente, el registro fósil de este linaje en Sudamérica se completa con el ejemplar de “*Felis*” *pumoides*. Este ha sido referido como *Puma concolor* por Berman (1994), y más recientemente como un taxón independiente (*Puma (Herpailurus) pumoides*) por Chimento *et al.* (2014). Sin embargo, cualquiera sea el caso, lamentablemente este material carece de un contexto estratigráfico preciso (Prevosti y Forasiepi, 2018; Ercoli *et al.*, 2019).

Por otra parte, sin tener en cuenta restos relativamente comunes asignados a “félidos tipo puma” (por ejemplo *Miracinonyx* spp.) registrados desde hace unos 2,5 Ma de años en adelante (Logan y Sweanor, 2001 y literatura allí citada), el registro fósil de *Puma concolor* en Norteamérica es escaso y data de unos 400 ka (Kurtén y Anderson, 1980). Esto sugiere un origen Neotropical del género con posterior reingreso a Norteamérica hacia el Pleistoceno Tardío (Van Valkenburgh *et al.*, 1990; Logan y Sweanor, 2001; Chimento y Dondas, 2017; Prevosti y Forasiepi, 2018), lo cual está también soportado por datos moleculares (Culver *et al.*, 2000). Otros registros provienen principalmente del Pleistoceno Tardío de California (= *Felis bituminosa* Merriam y Stock, 1932; = *Felis daggetti* Merriam, 1918) y Florida (EE.UU.) y algunas localidades en México (Merriam y Stock, 1932; Simpson, 1941; Kurtén, 1976; Currier, 1983; Morgan y Seymour, 1997).

La morfología y dimensiones reconocidas sobre el material MGT 1150 son comparativamente coherentes con aquellas observadas en ejemplares de *Puma concolor*: no se encontraron diferencias significativas entre las medidas del conjunto comparativo actual y el ejemplar fósil (ver más arriba). Asimismo, los resultados del análisis estadístico que se realizó

son congruentes con lo antes mencionado, ya que muestran una fuerte afinidad con el referido félido.

En tal sentido, esto también concuerda con lo mencionado previamente por algunos autores (e.g., Kurtén, 1965; Webb, 1976; Morgan y Seymour, 1997) que sugieren que el puma no ha experimentado grandes variaciones en tamaño corporal desde el Pleistoceno Medio en adelante. Sin embargo, otros autores (Kurtén, 1976; ver también Ubilla, 1985; Prevosti y Martin, 2013; Prevosti y Forasiepi, 2018) mencionan que los ejemplares finopleistocénicos tenderían a ser algo más grandes que los actuales, por lo que el comienzo de dicha reducción habría sido más tardía (ver también Morales-Mejía *et al.*, 2010 y literatura allí citada).

Respecto a esto último, en el presente el puma muestra una variación corporal a lo largo de su distribución geográfica y, al igual que otros animales, aumenta significativamente su tamaño con el aumento de la latitud (o sea, hacia regiones más frías, ya sea boreales o australes), según la llamada “regla de Bergmann”. En tal sentido, estudios osteométricos realizados con pumas actuales de la región amazónica confirman lo antes mencionado: estos son más pequeños que otros ejemplares de la región andina o inclusive ejemplares fósiles de Norteamérica (Chahud, 2021). Por lo tanto, la evaluación de la variación del tamaño de *Puma concolor* a través del tiempo podría estar condicionada por el factor geográfico o paleoambiental, lo que podría llegar a ratificarse, o no, con el hallazgo de materiales fósiles en zonas más cálidas.

Restos fósiles fragmentarios de *Puma concolor* ya habían sido descritos para esta unidad estratigráfica pero para el departamento norteño de Artigas (Ubilla, 1985), por lo que los reportados en este trabajo, además de confirmar la presencia de restos fósiles de este felino en estos sedimentos, constituyen los restos más completos identificados hasta el momento para el país, al tiempo que amplían su distribución fósil más hacia el sur en Uruguay.

5.2. Aspectos paleoecológicos

El hábitat de preferencia de *P. concolor* varía actualmente desde áreas desérticas hasta selvas tropicales (Currier, 1983; Logan y Sweanor, 2001; Hornocker y Negri, 2010; Pereira y Aprile, 2012; Chahud, 2021), lo que coincide con la amplitud ambiental inferida para la Formación Sopas (Ubilla y Martínez, 2016). En tal sentido, en esta unidad se

evidencia, sobre la base de su paleomastofauna, una mezcla de formas pampeanas de ambiente árido y abierto con otras de origen brasilico, indicadoras de ambientes más húmedos y cálidos, tanto tropicales como intertropicales, situación generalizada en la región (sur de Brasil, Mesopotamia argentina) para la época (Carlini *et al.*, 2004; ver también Ubilla, 1985, 2004; Ubilla y Martínez, 2016).

Los pumas son cazadores generalistas, y secundariamente carroñeros, los cuales se alimentan de una gran variedad de presas que varían desde conejos hasta alces, entre otros (Currier, 1983; Logan y Sweanor, 2001). Las inferencias sobre la dieta de *P. concolor* hacia el Pleistoceno Tardío indican que habría estado compuesta de mamíferos de mediano a gran porte de hasta unos 500 kg de masa corporal (Prevosti y Vizcaíno, 2006), como por ejemplo camélidos, équidos y juveniles de presas más grandes, entre otros (Prevosti y Martín, 2013 y literatura allí citada). A grandes rasgos, los resultados aquí obtenidos (Tabla 2) son coherentes con lo antes mencionado. En tal sentido, una amplia variedad de potenciales presas de estos tamaños están registradas en la Formación Sopas. Entre ellas se destacan roedores de gran porte como *Hydrochoerus* Brisson, 1762 y *Nechoerus* Hay, 1926 (masa corporal entre 35-90 kg), *Tapirus terrestris* (Linnaeus, 1758) (150-250 kg), *Equus neogeus* Lund, 1840 (379 kg), *Hippidion principale* (Lund, 1845) (460 kg), *Antifer ultra* Ameghino, 1889 (125 kg), *Morenelaphus* spp. (50 kg), *Paraceros fragilis* (Ameghino, 1888) (50 kg), *Lama (Vicugna)* sp. (45-55 kg), *Ozotoceros* Ameghino, 1891 (40 kg) y *Tayassu* (Link, 1795) (22-43 kg) (Ubilla, 2004; Prevosti *et al.*, 2009; Ubilla y Martínez, 2016).

En la actualidad *Puma concolor* compite por el alimento con el lobo *Canis lupus* Linnaeus, 1758, el coyote *Canis latrans* Say, 1823, y ocasionalmente con osos (*Ursus* spp.) en Norteamérica, y con el jaguar *Panthera onca* su principal y más directo competidor a lo largo de toda su distribución geográfica, principalmente en zonas densamente vegetadas, con diferente grado de éxito en estas interacciones (*e.g.*, Currier, 1983; Seymour, 1989; Logan y Sweanor, 2001; Elbroch y Kusler, 2018). Cuando el rango de distribución geográfica de estos félidos (*P. concolor* y *P. onca*) se superpone, la interacción entre ellos es mínima, llegando inclusive a evitarse mutuamente (Seymour, 1989; Logan y Sweanor, 2001). Sin embargo, al encontrarse en

simpatria, *P. concolor* tiende a ser más abundante en terrenos abiertos y secos mientras que *P. onca* lo es en zonas húmedas y de mayor cobertura vegetal (Seymour, 1989; Sunquist y Sunquist, 2009). Asimismo, si bien tanto *P. concolor* como *P. onca* poseen una estrategia de caza (predador solitario de emboscada) y dieta similares (Currier, 1983; Seymour, 1989; Prevosti y Vizcaíno, 2006), el puma muestra cierta predilección por presas algo más pequeñas que el jaguar (Chinchilla, 1997; Logan y Sweanor, 2001; Payán y Soto, 2012), por lo que es esperable que un patrón de segregación de estas o similares características haya sucedido también en el pasado (ver también Manzuetti *et al.*, en prensa).

Por último, hacia el Pleistoceno Tardío *P. concolor* habría integrado un ensamble faunístico de carnívoros de gran porte mucho más rico que el actual (Logan y Sweanor, 2001; Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti y Martín, 2013; Prevosti y Forasiepi, 2018). Para Sudamérica se destacan principalmente los osos de rostro corto del género *Arctotherium* Burmeister, 1879, cánidos hipercarnívoros (*Procyon* Giebel, 1855, *Aenocyon* (= *Canis*) *dirus* (Leidy, 1858)), félidos “dientes de sable” (*Smilodon populator* Lund, 1842, *S. fatalis* Leidy, 1868) y *Panthera onca* (Ubilla, 2004; Prevosti *et al.*, 2009; Ubilla y Martínez, 2016; Prevosti y Forasiepi, 2018; Manzuetti *et al.*, 2018, 2020, en prensa). Para Norteamérica el escenario fue algo más diverso: se pueden citar varios cánidos como *A. dirus*, *C. lupus*, *C. latrans*; úrsidos como *Tremarctos floridanus* Gidley, 1928, *Arctodus* spp., *Ursus* Linnaeus, 1758, y félidos como *S. fatalis*, *Homotherium serum* Cope, 1893, *Panthera onca*, *Panthera atrox* (Leidy, 1853) y *Miracinonyx trumani* (Orr, 1969) (ver entre otros Merriam y Stock, 1932; Logan y Sweanor, 2001).

Sobre este aspecto, Prevosti y Martín (2013) infieren, teniendo en cuenta las marcadas diferencias en masa corporal de los citados carnívoros sudamericanos de fines del Pleistoceno, un cierto grado de segregación trófica y competencia limitada entre *Puma concolor* y la mayoría de sus potenciales competidores, con excepción del jaguar (ver más arriba). Asimismo, es esperable que también haya experimentado cierta separación de nicho ecológico con muchos de los carnívoros de Norteamérica, principalmente con las especies extintas, ya sea por tamaño, estrategia de caza o incluso por el uso del alimento. En este contexto, DeSantis y Haupt (2014) y DeSantis *et al.* (2012), determinaron, de acuerdo con microdesgate

dental, un mayor grado de durofagia (consumo de ítems alimenticios duros, incluyendo el procesamiento de huesos) presente en ejemplares fósiles de *Puma concolor* de Norteamérica respecto a otros carnívoros, por ejemplo *S. fatalis* o *P. atrox*. Según sugieren estos autores, los pumas del Pleistoceno Tardío habrían tenido una dieta más generalista (incluido el consumo de carroña) que la de estos félidos extintos, de manera similar a lo que ocurre con pumas vivientes (ver más arriba).

En tal sentido, fueron las presiones selectivas impuestas por el tipo de presa y el uso del recurso alimentario, sumado a las interacciones con otros competidores, potenciales o directos, entre otros factores, los que ayudaron a modelar la historia evolutiva y posibilitaron la supervivencia de *P. concolor* hasta el presente (Logan y Sweanor, 2001; DeSantis y Haupt, 2014).

6. Conclusiones

Los restos fósiles descritos en este trabajo son atribuidos, sobre la base de sus caracteres morfológicos y variabilidad de tamaño, a la especie actual *Puma concolor*. Los pumas son grandes cazadores de herbívoros de mediano a gran porte, solo superados en tamaño en Sudamérica por *Panthera onca*, en una amplia variedad de ambientes. En este sentido, durante el Pleistoceno Tardío en el actual territorio de Uruguay, las potenciales presas de *P. concolor* podrían haber sido roedores de gran porte, camélidos, équidos e individuos juveniles de presas más grandes.

Agradecimientos

A J. Da Silva (MGT) y a la Dirección de Cultura de Tacuarembó por permitir el estudio del material. También a A. Rojas (FC-DPV) y a E. González (MNHN) por el material comparativo. A W. Vivallo (Editor en jefe Andean Geology) y a los revisores (N. Chimento, F. Prevosti, A. Chahud y un evaluador anónimo) por los comentarios y sugerencias que contribuyeron a mejorar este artículo. A TSpace Library University of Toronto (R. Wang) por el acceso a la tesis de K.L. Seymour. Contribución al proyecto ANII POS_NAC_2018_1_151199 (A. Manzuetti).

Referencias

Ameghino, F. 1888. Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina. Pablo E. Coni e hijos: 17 p. Buenos Aires.

Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. Actas de la Academia Nacional de Ciencias 6: 1027 p.

Ameghino, F. 1891. Nuevos restos de mamíferos fósiles descubiertos por Carlos Ameghino en el Eoceno Inferior de la Patagonia austral. Especies nuevas, adiciones y correcciones. Revista Argentina de Historia Natural 1: 289-328.

Banfield, A.W.F. 1974. The mammals of Canada. University of Toronto Press: 438 p. Toronto.

Bellani, G.G. 2020. Felines of the World: Discoveries in Taxonomic Classification and History. Elsevier Inc.: 486 p. New York.

Berman, W.D. 1994. Los carnívoros continentales (Mammalia, Carnivora) del Cenozoico en la provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral (Inédito), Universidad Nacional de La Plata: 412 p. La Plata.

Berta, A. 1987. The sabercat *Smilodon gracilis* from Florida and a discussion of its relationships (Mammalia, Felidae, Smilodontini). Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences 31 (1): 1-63.

Botero-Cruz, A.M.; Bohórquez-Galindo, D.C.; Mosquera-Guerra, F.; Parra-Sandoval, C.A.; Trujillo, F. 2018. Protocolo para la atención y el manejo del conflicto con felinos por depredación de animales domésticos en el departamento del Meta. Cormacarena y Fundación Omacha: 80 p. Bogotá.

Bowdich, T.E. 1821. An Analysis of the Natural Classifications of Mammalia for the Use of Students and Travelers. J. Smith: 115 p. Paris.

Brisson, M.J. 1762. Le regnum animale in classes IX distributum, sive synopsis methodica sistens generalem animalium distributionem in classes IX, and duarum primarum classium, quadrupedum scilicet and cetaceorum, particularem divisionem in ordines, sectiones, genera and species. Apud Theodorum Haak: 296 p. Paris.

Burmeister, G. 1879. Description physique de la République Argentine d'après des observations personnelles étrangères Vol. 3 (animaux vertébrés, 1: Mammifères vivants et éteints). Pablo E. Coni e hijos: 555 p. Buenos Aires.

Caragiulo, A.; Días-Freedman, I.; Clark, J.A.; Rabinowitz, S.; Amato, G. 2014. Mitochondrial DNA sequence variation and phylogeography of Neotropical pumas. Mitochondrial DNA 25: 304-312.

Carlini, A.; Zurita, E.; Gasparini, G.; Noriega, J. 2004. Los Mamíferos del Pleistoceno de la Mesopotamia argentina y su relación con los del Centro Norte de la Argentina, Paraguay y Sur de Bolivia, y los del Sur

- de Brasil y Oeste de Uruguay: Paleobiogeografía y Paleoambientes. Instituto Superior de Correlación Geológica, Miscelánea 12: 83-90.
- Castellanos, A. 1958. Nota preliminar sobre nuevos restos de mamíferos fósiles en el Brocherense del Valle de Los Reartes (provincia de Córdoba, Argentina). In Congreso Geológico Internacional, No. 20 (1956), Actas 1: 217-233. Ciudad de México.
- Chahud, A. 2021. Osteometría e breves comentários sobre *Puma concolor* Linnaeus, 1771 (Carnivora, Felidae), no Estado do Maranhão, Brasil. Universidade de Taubaté, Revista Biotécnicas 27 (1): 15-28.
- Chimento, N.; Dondas, A. 2017. First Record of *Puma concolor* (Mammalia, Felidae) in the Early-Middle Pleistocene of South America. Journal of Mamalian Evolution 25: 381-389. doi: 10.1007/s10914-017-9385-x.
- Chimento, N.; Derguy, M.; Hemmer, H. 2014. *Puma (Herpailurus) pumoides* (Castellanos, 1958) nov. comb. Comentarios sistemáticos y registro fósil. Estudios Geológicos 30 (2): 92-134.
- Chinchilla, F. 1997. La dieta del jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Felis concolor*) y el manigordo (*Felis pardalis*) (Carnivora: Felidae) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. Revista de Biología Tropical 45 (3): 1223-1229.
- Cope, E.D. 1893. A new Pleistocene sabre-tooth. American Naturalist 27: 896-897.
- Culver, M.; Johnson, W.E.; Pecon-Slattery, J.; O'Brien, S.J. 2000. Genomic ancestry of the American puma (*Puma concolor*). Journal of Heredity 91: 186-197.
- Currier, M. 1983. *Felis concolor*. Mammalian Species 200: 7 p.
- DeSantis, L.; Haupt, R. 2014. Cougars' key to survival through the Late Pleistocene extinction: insights from dental microwear texture analysis. Biology Letters 10: 20140203. doi: 10.1098/rsbl.2014.0203.
- DeSantis, L.; Schubert, B.; Scott, J.; Ungar, P. 2012. Implications of Diet for the Extinction of Saber-Toothed Cats and American Lions. PLoS ONE 7 (12): e52453. doi: 10.1371/journal.pone.0052453.
- Elbroch, L.; Kusler, A. 2018. Are pumas subordinate carnivores, and does it matter? PeerJ 6: e4293. doi: 10.7717/peerj.4293.
- Eltink, E.; Castro, M.; Montefeltro, C.; Trindade Dantas, M.; Saldanha Scherer, C.; Victor de Oliveira, M.; Cardoso Langer, M. 2020. Mammalian fossils from Gruta do Ioiô cave and past of the Chapada Diamantina, northeastern Brazil, using taphonomy, radiocarbon dating and paleoecology. Journal of South American Earth Sciences 98: 102379.
- Ercoli, M.; Ramírez, M.; Morales, M.; Álvarez, A.; Candela, A. 2019. First record of Carnivora (*Puma* lineage, Felidae) in the Uquiá Formation (late Pliocene-early Pleistocene, NW Argentina) and its significance in the Great American Biotic Interchange. Ameghiniana 56: 195-212.
- Fischer von Waldheim, G. 1817. Adversaria Zoologica. Fasciculus primus. Quaedam ad Mammalium systema et genera illustranda. Memoires de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou 5: 357-446.
- Geoffroy St. Hilaire, E. 1803. Catalogue des Mammifères du Museum National d'Histoire Naturelle: 272 p. Paris.
- Gidley, J.W. 1928. A new species of bear from Pleistocene of Florida. Journal of the Washington Academy of Sciences 18: 430-433.
- Giebel, C.G. 1855. Die Säugethiere in zoologischer, anatomischer und palaeontologischer Beziehung umfassend dargestellt. Ambrosius Abel: 1108 p. Leipzig.
- Hammer, O.; Harper, D.; Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica 4 (1): 1-9.
- Hay, O.P. 1926. A collection of Pleistocene vertebrates from southwestern Texas. Proceedings of the United States National Museum 68 (2625): 1-18. doi: 10.5479/si.00963801.68-2625.1
- Hemmer, H. 2007. Saber-tooth cats and cave lions-from fossils to felid performance and former living communities. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 259: 1-12.
- Hornocker, M.; Negri, S. 2010. Cougar. Ecology and Conservation. The University of Chicago Press: 306 p. Chicago.
- Jardine, Sir W. 1834. Naturalists' library, Mammalia, volume 2. The Felinae. Lizars, and Stirling and Kenney: 276 p. Edinburgh.
- Johnson, W.E.; Eizirik, E.; Pecon-Slattery, J.; Murphy, W.J.; Antunes, A.; Teeling, E.; O'Brien, S.J. 2006. The Late Miocene radiation of modern Felidae: a genetic assessment. Science 311: 73-77.
- Kerr, R. 1792. The Animal Kingdom or zoological system of the celebrated Sir Charles Linnaeus. Class I. Mammalia. John Murray, London, United Kingdom 1: 1-400. London.
- Kitchener, A.C.; Breitenmoser-Wursten, Ch.; Eizirik, E.; Gentry, A.; Werdelin, L.; Wilting, A.; Yamaguchi, N.; Abramov, A.V.; Christiansen, P.; Driscoll, C.; Duckworth, J.W.; Johnson, W.; Luo, S.-J.; Meijaard, E.; O'Donoghue, P.; Sanderson, J.; Seymour, K.; Bruford, M.; Groves, C.; Hoffmann, M.; Nowell, K.; Timmons, Z.; Tobe, S. 2017. A revised taxonomy of the Felidae. The final report of the Cat Classification

- Task Force of the IUCN/SSC Cat Specialist Group. Cat News Special Issue 11: 80 p.
- Kurtén, B. 1965. The pleistocene felidae of Florida. *Bulletin of the Florida State Museum* 9: 215-273.
- Kurtén, B. 1976. Fossil Puma (Mammalia: Felidae) in North America. *Netherlands Journal of Zoology* 26: 502-534.
- Kurtén, B.; Anderson, E. 1980. Pleistocene mammals of North America. Columbia University Press: 442 p. New York.
- Labarca, R. 2015. La meso y megafauna terrestre extinta del Pleistoceno de Chile. *Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural* 63: 401-465.
- Leidy, J. 1853. Description of an extinct species of American lion: *Felis atrox*. *Transactions of the American Philosophical Society* 10: 319-321.
- Leidy, J. 1858. Notice of remains of extinct vertebrata, from the Valley of the Niobrara River, collected during the Exploring Expedition of 1857, in Nebraska, under the command of Lieutenant Gouverneur K. Warren, United States Army Topographical Engineers, by Dr. F.V. Hayden, Geologist to the Expedition. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 10: 20-29.
- Leidy, J. 1868. Notice of some vertebrate remains from Hardin County, Texas. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia for 1868*: 174-176.
- Li, G.; Davis, B.W.; Eizirik, E.; Murphy, W.J. 2016. Phylogenomic evidence for ancient hybridization in the genomes of living cats (Felidae). *Genome Research* 26 (1): 1-11.
- Li, G.; Figueiró, H.V.; Eizirik, E.; Murphy, W.J.; Yoder, A. 2019. Recombination-Aware Phylogenomics Reveals the Structured Genomic Landscape of Hybridizing Cat Species. *Molecular Biology and Evolution* 36 (10): 2111-2126.
- Link, D.H.F. 1795. Beiträge zur Naturgeschichte. Rostock und Leipzig 2: 1-126.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio Decima, Reformata, Tomus, I. Laurentii Salvii*: 824 p. Holmiae.
- Linnaeus, C. 1771. *Mantissa plantarum altera. Generum editionis VI et specierum editionis II. Regni animalis appendix. Laurentii Salvii*: 824 p. Holmiae.
- Logan, K.A.; Swenor, L.L. 2001. Desert puma: evolutionary ecology and conservation of an enduring carnivore. Island Press: 464 p. Washington, D.C.
- Lund, P.W. 1840. Fortsaettelse af Pattedyrene. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematisk Afhandlinger* 3: 1-56.
- Lund, P.W. 1842. Blik paa Brasiliens dyreverden för sidste Jordomvaeltning. Fjerde Afhandling: fortsaettelse af pattedyrene. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematisk Afhandlinger* 9: 137-208.
- Lund, P.W. 1845. Meddelelse af det ubbytte de I 1844 undersøgte knoglehuler have afgivet til kundskaben om Brasiliens dyreverden för sidste jordomvaeltning; i et brev fra Dr. P.W. Lund. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematisk Afhandlinger* 12: 57-94.
- MacDonald, D.; Loveridge, A. 2010. *The Biology and Conservation of Wild Felids*. Oxford University Press: 762 p. Oxford.
- Manzuetti, A.; Perea, D.; Ubilla, M.; Rinderknecht, A. 2018. First record of *Smilodon fatalis* Leidy, 1868 (Felidae, Machairodontinae) in the extra-Andean region of South America (late Pleistocene, Sopas Formation), Uruguay: Taxonomic and paleobiogeographic implications. *Quaternary Science Reviews* 180: 57-62.
- Manzuetti, A.; Perea, D.; Jones, W.; Ubilla, M.; Rinderknecht, A. 2020. An extremely large saber-tooth cat skull from Uruguay (late Pleistocene-early Holocene, Dolores Formation): body size and paleobiological implications. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 44 (2): 332-339.
- Manzuetti, A.; Jones, W.; Perea, D.; Ubilla, M.; Rinderknecht, A.; Toriño, P. En prensa. The state of knowledge of the jaguar *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) (Carnivora, Felidae) during the Quaternary in Uruguay. *Comptes Rendus Palevol*.
- Martínez, S.; Ubilla, M. 2004. El Cuaternario en Uruguay. *In Cuenas Sedimentarias de Uruguay. Geología, Paleontología y recursos naturales. Cenozoico (Veroslavsky, G.; Ubilla, M.; Martínez, S.; editores). Ediciones DIRAC-FCIEN (División de las Artes, las Culturas, el Patrimonio y Diplomacia Pública-Facultad de Ciencias), Universidad de la República, Facultad de Ciencias*: 195-228. Montevideo.
- Méndez-Alzola, R. 1941. El *Smilodon bonaerensis* (Muñiz): estudio osteológico y osteométrico del gran tigre fósil de La Pampa comparado con otros félidos actuales y fósiles. *Anales del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 40 (67): 135-252. Buenos Aires.
- Merriam, J.C. 1918. New puma-like cat from Rancho La Brea. *University of California Public, Bulletin of the Department of Geology* 10: 523-530.

- Merriam, J.C.; Stock, C. 1932. The Felidae of Rancho La Brea. Carnegie Institution of Washington Publications 422: 1-231.
- Morales-Mejía, F.M.; Arroyo-Cabrales, J.; Polaco, O.J. 2010. Estudio comparativo de algunos elementos de las extremidades anteriores y posteriores y piezas dentales de puma (*Puma concolor*) y jaguar (*Panthera onca*). Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas 13 (2): 73-90.
- Morgan, G.S.; Seymour, K.L. 1997. Fossil History of the Panther (*Puma concolor*) and the cheetah-like cat (*Miracinonyx inexpectatus*) in Florida. Bulletin of the Florida Museum of Natural History 40: 177-219.
- Murray, J.; Gardner, G. 1997. *Leopardus pardalis*. Mammalian Species 548: 1-10. doi: 10.2307/3504082.
- Orr, P.C. 1969. *Felis trumani*, A new radiocarbon dated cat skull from Crypt Cave, Nevada. Santa Barbara Museum of Natural History, Department of Geology 2: 1-8.
- Payán, E.; Soto, C. 2012. Los Felinos de Colombia. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Panthera Colombia, Ediprint Ltda.: 48 p. Bogotá.
- Pereira, J.; Aprile, G. 2012. Felinos de Sudamerica. Londaiz Laborde Ediciones: 104 p. Buenos Aires.
- Prevosti, F.; Vizcaíno, S. 2006. Paleoecology of the large carnivore guild from the late Pleistocene of Argentina. Acta Palaeontologica Polonica 51 (3): 407-422.
- Prevosti, F.; Martin, F. 2013. Paleoecology of the mammalian predator guild of Southern Patagonia during the latest Pleistocene: ecomorphology, stable isotopes, and taphonomy. Quaternary International. doi: 10.1016/j.quaint.2012.12.039.
- Prevosti, F.; Forasiepi, A. 2018. Evolution of South American Mammalian Predators During the Cenozoic: Paleobiogeographic and Paleoenvironmental Contingencies. Springer Geology: 196 p. Switzerland.
- Prevosti, F.; Ubilla, M.; Perea, D. 2009. Large extinct canids from the Pleistocene of Uruguay: systematic, biogeographic and paleoecological remarks. Historical Biology 21 (1): 79-89.
- Salles, L. d'O.; Perini, F.A.; De Moraes Neto, C.R.; Sicuro, F.L.; Arroyo-Cabrales, J.; Guedes, P.G.; Laureano, F.V.; Calvo, E.M.; De Oliveira, L.F.B.; Passos Cordeiro, J.L.; Pérez-Crespo, V.A.; Morales-Puente, P.; Dos Anjos, L.J.S.; Pontual, F.B.; Da Costa, K.R.; Dos Santos, C.M.S. d'F.F.; Lopes, R.T.; Almeida, L.H.S.; Lobo, L.S.; Toledo, P.M. 2020. A *Puma concolor* (Carnivora: Felidae) in the Middle-Late Holocene landscapes of the Brazilian Northeast (Bahia): submerged cave deposits and stable isotopes. Geobios 62: 61-78. doi: 10.1016/j.geobios.2020.06.007.
- Saremi, N.F.; Supple, M.A.; Byrne, A.; Cahill, J.A.; Coutinho, L.L.; Dalén, L.; Figueiró, H.V.; Johnson, W.E.; Milne, H.J.; O'Brien, S.J.; O'Connell, B.; Onorato, D.P.; Riley, S.P.D.; Sikich, J.A.; Stahler, D.R.; Villela, P.M.S.; Vollmers, C.; Wayne, R.K.; Eizirik, E.; Corbett-Detig, R.; Green, R.; Wilmsers, C.; Shapiro, B. 2019. Puma genomes from North and South America provide insights into the genomic consequences of inbreeding. Nature Communications 10 (1): 1-10. doi: 10.1038/s41467-019-12741-1.
- Say, T. 1823. *Canis latrans*. In Account of an expedition from Pittsburgh to the Rocky Mountains, performed in the years 1819 and '20. Compiled by Edwin James, in two volumes with an atlas. H.C. Carey and I. Lea Chesnut St. 1: p.168. Philadelphia.
- Schreber, J.C.D. 1775. Die Säugthiere in Abbildungen nach der Natur, mit Beschreibungen 2 (15). Wolfgang Walther: 281-590. Erlangen.
- Seymour, K. 1989. *Panthera onca*. Mammalian Species 340: 1-9.
- Seymour, K. 1999. Taxonomy, morphology, paleontology and phylogeny of the South American small cats (Mammalia: Felidae). Ph.D. Thesis (Unpublished), Department of Zoology, University of Toronto: 929 p.
- Shockey, B.; Salas-Gismondi, R.; Baby, P.; Guyot, J.; Baltazar, M.; Huamán, L.; Clack, A.; Stucchi, M.; Pujos, F.; Emerson, J.; Flynn, J. 2009. New Pleistocene Cave Faunas of the Andes of Central Perú: Radiocarbon Ages and the Survival of Low Latitude, Pleistocene DNA. Palaeontologia Electronica 12 (3): 1-15.
- Simpson, G.G. 1941. Large Pleistocene felines of North America. American Museum Novitates 1136: 1-27.
- Smith, R. 1993. Bias in equations used to estimate fossil primate body mass. Journal of Human Evolution 25 (1): 31-41.
- Soibelzon, L.; Prevosti, F. 2007. Los carnívoros (Carnivora, Mammalia) terrestres del Cuaternario de América del Sur. In Geomorfología Litoral i Quaternari. Homenatge a Joan Cuerda Barceló (Pons, G.X.; Vicens, D.; editors). Monografies de la Societat D'Historia Natural de les Balears: 49-68. Barcelona.
- Soibelzon, L.; Prevosti, F. 2013. Fossil of South American land carnivores (Carnivora, Mammalia). In Molecular population genetics, evolutionary biology and biological conservation of Neotropical carnivores (Ruiz-García, M.; Shostell, J.M.; editors). Nova Science Publishers, Inc.: 509-527. New York.

- Sunquist, M.E.; Sunquist, F.C. 2009. Family Felidae (cats). *In* Handbook of the mammals of the world volume 1. Carnivores (Wilson, D.; Mittermeier, R.; editors). Lynx Ediciones: 54-168. Barcelona.
- Thackeray, J.; Kieser, J. 1992. Body mass and carnassial length in modern and fossil carnivores. *Annals of the Transvaal Museum* 35 (24): 337-341.
- Turner, A.; Antón, M. 1997. The Big Cats and their Fossil Relatives: An Illustrated Guide to their Evolution and Natural History. Columbia University Press: 234 p. New York.
- Ubilla, M. 1985. Mamíferos fósiles, geocronología y paleoecología de la Fm. Sopas (Pleistoceno Sup.) del Uruguay. *Ameghiniana* 22: 185-196.
- Ubilla, M. 2004. Mammalian biostratigraphy of Pleistocene fluvial deposits in northern Uruguay, South America. *Proceedings of the Geologists Association of London* 115 (3): 347-357.
- Ubilla, M.; Martínez, S. 2016. Geology and Paleontology of the Quaternary of Uruguay. *SpringerBriefs in Earth System Sciences*: 82 p. Switzerland.
- Ubilla, M.; Perea, D.; Lorenzo, N.; Gutiérrez, M.; Rinderknecht, A. 2011. Fauna Cuaternaria Continental. *In* Fósiles de Uruguay (Perea, D.; editor). Ediciones DIRAC-FCIEN (División de las Artes, las Culturas, el Patrimonio y Diplomacia Pública-Facultad de Ciencias), Universidad de la República, Facultad de Ciencias: 283-314. Montevideo.
- Ubilla, M.; Corona, A.; Rinderknecht, A.; Perea, D.; Verde, M. 2016. Marine isotope Stage 3 (MIS 3) and continental beds of northern Uruguay (Sopas Formation): paleontology, chronology and climate. *In* Marine Isotope stage 3 in southern South America, 60 ka B.P.-30 ka B.P. (Gasparini, G.; Rabassa, J.; Deschamps, C.; Tonni, E.; editors). Springer: 183-205. Switzerland.
- Van Valkenburgh, B. 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. *In* Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implication (Damuth, J.; Macfadden, B.J.; editors). Cambridge University Press: 181-205. Cambridge.
- Van Valkenburgh, B.; Grady, F.; Kurtén, B. 1990. The Plio-Pleistocene cheetah-like cat *Miracinonyx inexpectatus* of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 1: 434-454.
- von den Driesch, A. 1976. A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. Harvard University Press: 136 p. Cambridge.
- Webb, S.D. 1976. Mammalian faunal dynamics of the great American Interchange. *Paleobiology* 2: 220-234.
- Werdelin, L.; Yamaguchi, N.; Johnson, W.E.; O'Brien, S.J. 2010. Phylogeny and evolution of cats (Felidae). *In* Biology and Conservation of Wild Felids (Macdonald, D.W.; Loveridge, A.J.; editors). Oxford University Press: 59-82. Oxford.
- Woodburne, M.O. 2010. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17: 245-264.

Apéndice 1

Ecuación para estimar la masa corporal (en kg) para félidos según Van Valkenburgh (1990). Medidas en mm.

- sobre la base del diámetro anteroposterior del m1 (m1AP)
 $\log \text{masa} = 3,05 * \log \text{m1AP} - 2,15$; %PE 29,72

Ecuación para estimar la masa corporal (en kg) para félidos según Thackeray y Kieser (1992). Medidas en mm.

- sobre la base del diámetro anteroposterior del m1 (m1AP)
 $\log \text{masa} = 3,37 * \log \text{m1AP} - 2,57$; %PE 27,73

Ecuaciones para estimar la masa corporal (en kg) de la presa típica (PT) y de la presa máxima (PM) para félidos actuales según Prevosti y Vizcaíno (2006). M es la masa corporal (en kg) del carnívoro. %PE, porcentaje de error; r, coeficiente de correlación.

$\log \text{masa corporal PT} = 1,86 * \log M - 1,74$; %PE, 77,73; r, 0,9
 $\log \text{masa corporal PM} = 1,29 * \log M + 0,075$; %PE, 15,23; r, 0,88

Ecuaciones para estimar la masa corporal (en kg) de la presa típica (PT) y de la presa máxima (PM) para félidos actuales según Prevosti y Martin (2013). M es la masa corporal (en kg) del carnívoro. %PE, porcentaje de error; r, coeficiente de correlación.

$\log \text{masa corporal PT} = 1,54 * \log M - 0,92$; %PE 54,55; r, 0,9
 $\log \text{masa corporal PM} = 1,00 * \log M + 0,69$; %PE 35,02; r, 0,88

Ecuación para estimar la masa corporal (en kg) de la presa típica (PT) para félidos actuales según Hemmer (2007). M es la masa corporal (en kg) del carnívoro.

$\log \text{masa corporal PT} = 1,917 * \log M - 1,710$

Apéndice 2

Listado de ejemplares comparativos utilizados en los análisis multivariados.

Leopardus pardalis

Referencia Seymour, 1999.

MSU 12033, 12037, 12125, 12126, 12128, 12131, 12148, 12149, 12152, 12156, 12167, 12168, 12174, 12178, 12179, 12182, 12191, 12002, 9411, 12157, 14401, 12143, 12185, 9442, 9472, 9473, 11986, 12024, 14543, 9447, 9448, 14546, 14580, 14583, 9404, 9408, 9487, 14436, 8464, 8593, 9482, 9440.

USNM 307048, 14180, 281414, 44604.

ZMB 91384, 14869.

ANSP 563.

Puma concolor

Referencia Merriam y Stock, 1932.

N° 108681, N° 242603, N° 224575, N° 234453, N° 248226, N° 226427, N° 228617, N° 228615, N° 167967, N° 139144, N° 227698, N° 213135, N° 128615.

Referencia Méndez-Alzola, 1941.

N° 3019, N° 114, F.

“*Felis*” *pumoides*

Referencia Chimento *et al.*, 2014.

MUFyCA 767.

Panthera onca

Referencia Merriam y Stock, 1932.

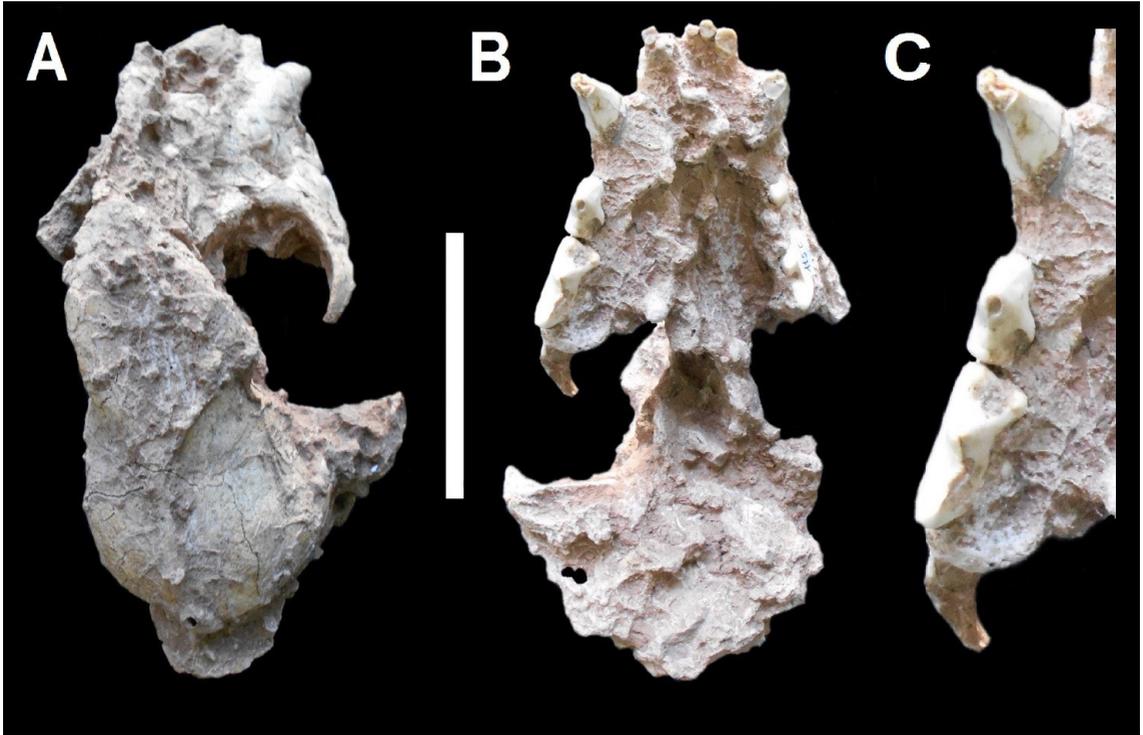
N° 100122, N° 100123, N° 12176, N° 239343, N° 247337, N° 9703, N° 231961, N° 137039, N° 179171, N° 249824, N° 244507.

Referencia Méndez-Alzola, 1941.

N° 728, N° 2318, N° 119, N° 220.

Apéndice 3

MGT 1150, cráneo en vista A) dorsal, B) ventral, y C) detalle de la dentición superior. Escala 10 cm.



Apéndice 4

Resultados del análisis multivariado (componentes principales):

Para el cráneo

PC	Eigenvalue	% variance
1	67,4904	96,901
2	0,915538	1,3145
3	0,661231	0,94938
4	0,291673	0,41878
5	0,183905	0,26405
6	0,105818	0,15193

Valores de la varianza para cada componente principal.

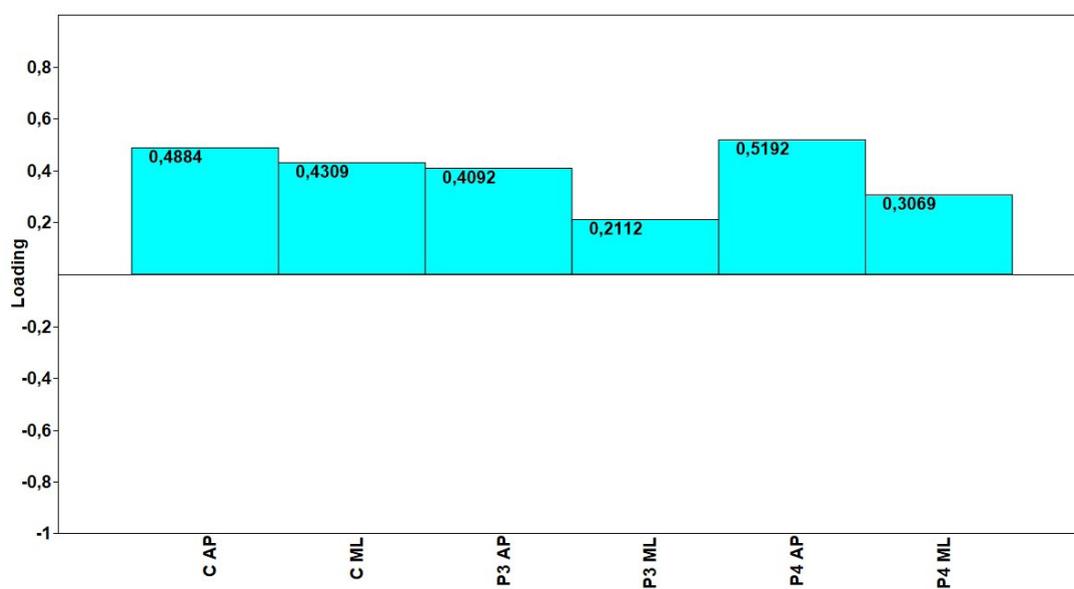


Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

Para la mandíbula

PC	Eigenvalue	% variance
1	1512,46	99,691
2	2,4995	0,16475
3	0,908259	0,059867
4	0,63286	0,041714
5	0,269879	0,017789
6	0,160383	0,010571
7	0,0950064	0,0062622
8	0,0632587	0,0041696
9	0,0541849	0,0035715

Valores de la varianza para cada componente principal.

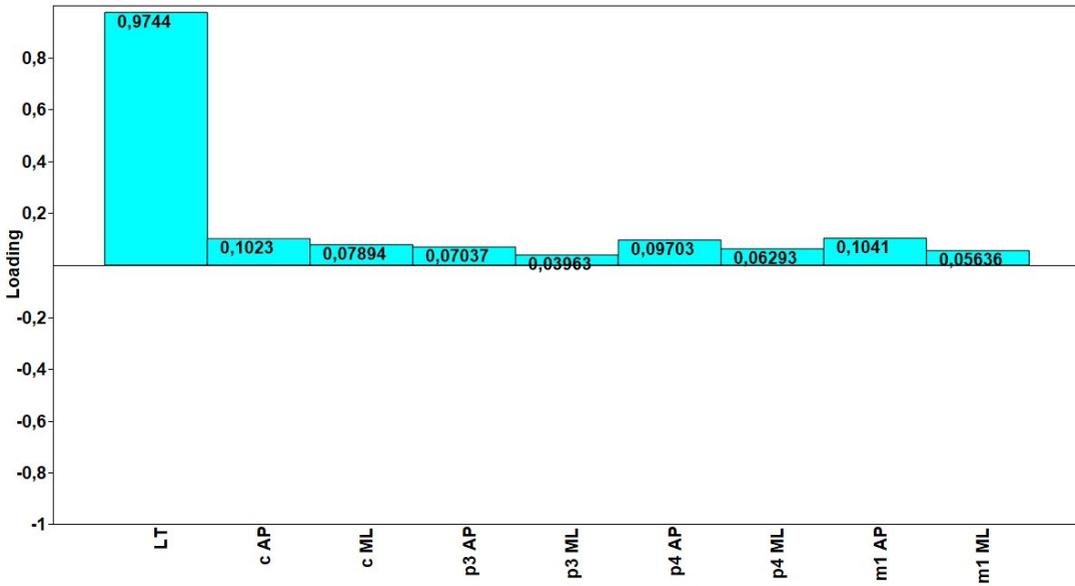


Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.